

Sveučilište u Zagrebu

Filozofski fakultet

Odsjek za psihologiju

MREŽE TIMARENJA U OBIČNIH MARMOZETA (*Callithrix jacchus*)

Diplomski rad

Tomislav Pintarić

Mentorica: Prof. dr. sc. Meri Tadinac

Zagreb, 2018.

Sadržaj

Uvod	1
Cilj, problemi i hipoteze	5
<i>Cilj</i>	5
<i>Problemi</i>	5
<i>Hipoteze</i>	5
Metoda	6
<i>Uzorak</i>	6
<i>Podaci</i>	6
<i>Analiza socijalne mreže</i>	7
Rezultati	8
<i>Samotimarenje i socijalno timarenje</i>	8
<i>Timarenje i dijelovi tijela</i>	9
<i>Socijalno timarenje i spol</i>	11
<i>Socijalno timarenje i socijalni status</i>	11
Rasprava	16
<i>Samotimarenje, socijalno timarenje i dijelovi tijela</i>	16
<i>Socijalno timarenje i spol</i>	17
<i>Socijalno timarenje i socijalni status</i>	17
Zaključak	19
Literatura	20

Mreže timarenja u običnih marmozeta (*Callithrix jacchus*)

Tomislav Pintarić

Provedeno je istraživanje na skupini običnih marmozeta odraslih u zatočeništvu da bi se proučile razlike između samotimarenja i socijalnog timarenja, uspoređujući njihovo trajanje, frekvenciju i timarene dijelove tijela, te ispitao odnos između spola jedinki i socijalnog statusa u odnosu na socijalno timarenje. Istraživanje je provedeno na 28 marmozeta rođenih i odraslih u Odsjeku za kognitivnu biologiju Sveučilišta u Beču, raspoređenih u tri obiteljske grupe. Podaci su prikupljeni metodom fokalnog opažanja kroz 166.5 sati opažanja te je analizirano 666 opaženih interakcija timarenja. Rezultati pokazuju značajnu razliku u trajanju, ali ne i u učestalosti u smjeru socijalnog timarenja, a utvrđeno je da marmozeti u većoj proporciji socijalno timare teško dostupne dijelove tijela, dok se samotimarenje odvija na lako dostupnim dijelovima. Spolna razlika u socijalnom timarenju nije pronađena. Radi analize socijalnog statusa konstruirana je socijalna mreža timarenja, a izračunate mjere centralnosti pokazale su da su dominantne jedinke bile središnje točke timarenja u sve tri grupe.

Ključne riječi: marmozeti, socijalno timarenje, samotimarenje, socijalna mreža

Grooming networks in common marmosets (*Callithrix jacchus*)

Tomislav Pintarić

The aim of this study was to investigate the differences in social and allogrooming, as well as its relation with the sex of the individuals and their social status in groups of common marmosets born and raised in captivity at the Department of cognitive biology at the University of Vienna. 28 marmosets living in 3 family groups were examined, and grooming behavior data were gathered by means of focal sampling totaling 166.5 hours of observations and 666 observed grooming bouts. Results showed the difference when it comes to duration, but not frequency, of allogrooming as opposed to selfgrooming, and hard to reach body parts were targeted more in allogrooming, whereas easy to reach parts were targeted more while selfgrooming. There were no sex differences in allogrooming. Grooming social network was constructed in order to assess the differences between dominant and subordinate individuals, and centrality measures showed dominant pairs to be the focal points of the grooming networks.

Key words: marmosets, allogrooming, selfgrooming, social network

Uvod

Znanstvena istraživanja socijalnih odnosa kod ne-ljudskih primata već su dugo predmetom zanimanja znanstvenika iz brojnih područja (Seyfarth, 2012). Budući da se um primata evolucijski razvijao u kompleksnom socijalnom okruženju, za njegovo razumijevanje se javila potreba za obuhvaćanjem i drugih jedinki kao važnog faktora tog razvoja. Većina vrsta primata živi u nekom obliku socijalnih zajednica (Dunbar, 1988; Novak, 1991), gdje su individualni članovi u učestalim interakcijama jedni s drugima. Ovakav način života nedvojbeno je doveo do potrebe za razvojem specifičnih znanja i vještina poput poznavanja jedinki, njihovog razlikovanja, praćenja i održavanja socijalnih odnosa te komunikacije (Tomasello, 1994). Takav skup vještina, poznat i kao socijalna kognicija, može se pronaći u širokom nizu ne-ljudskih vrsta primata, kao što su npr. čimpanze (Call, 2001), makaki (Joly, 2017), kapucini (Perry, 2011) i marmozeti (Graham, 2016; Huber, 2009). Socijalna kognicija omogućuje snalaženje u spektru različitih interindividualnih interakcija koje proizlaze iz života u grupi, omogućujući jedinki da posjeduje znanje o svakom članu grupe s kojim je u interakciji, pamti njegova prijašnja ponašanja, predviđa buduća, vodi računa o odnosima između drugih članova grupe i djeluje u skladu s tim informacijama (Seyfarth, 2012; Tomasello, 1994). Ovakve socijalne interakcije moguće je podijeliti na negativna socijalna ponašanja, koja uključuju ponašanja uspostavljanja dominacije, agresivna ponašanja poput napada i prijetnji, i pozitivna socijalna ponašanja, poput uspostavljanja prijateljstava i veza, pomirbe, igre ili zajedničkog hranjenja (Swedell, 2012). Jedno od središnjih ponašanja u životu primata, koje spada pod pozitivna socijalna ponašanja, jest timarenje. Socijalno timarenje (eng. *allogrooming*) jedan je od najčešćih oblika pozitivnih socijalnih ponašanja kod ne-ljudskih primata (Walters i Seyfarth, 1987). Njegova osnovna funkcija je čišćenje kože i krzna životinja (Dunbar, 1991), no ponašanje je povezano i s uspostavljanjem, održavanjem i jačanjem socijalnih veza unutar grupe (Azevedo i sur., 1996), kao i medijacijom odnosa između jedinki, kroz smanjenje socijalnih tenzija ili kao mehanizam za uspostavljanje i održavanje veza između pripadnika grupe (Bittetti, 1997). Osim kod primata, različiti oblici timarenja uočeni su i kod mnogih drugih vrsta, uključujući npr. vrste kukaca, ptica, i glodavaca (Wilson, 1975). Timarenje se često navodi kao ključan proces za uspostavu i održavanje socijalnih odnosa, osobito kod vrsta za čije veze je svojstvena visoka bliskost (Call, Judge i de Waal, 1996). Mnoga istraživanja bavila su se

prirodom socijalnog timarenja kod primata, uspoređujući njegovu higijensku i socijalnu funkciju (Henzi i Barrett, 1999; Barash i Hutchins, 1976; Sparks, 1967), pokušavajući utvrditi upuštaju li se primati u socijalna timarenja prvenstveno radi održavanja kože ili krzna, štiteći se tako od parazita i infekcija, ili se primarno radi o socijalnoj interakciji. Iako su istraživanja timarenja česta, ona su rjeđa kod majmuna novog svijeta, baveći se najčešće majmunima starog svijeta (Schino, 2001). Istraživanja su se tako usmjerila na proučavanje odnosa socijalnog timarenja, veličine tijela i veličine grupa (Lehmann, 2007; Dunbar, 1991), utvrdivši korelaciju između veličine grupe i učestalosti timarenja, ali i povezanost duljine timarenja i veličine tijela, na uzorku od 44 vrste primata. Da bi usporedila higijensku i socijalnu funkciju, istraživanja su razmatrala i dijelove tijela koji su bili predmetom timarenja, uspoređujući teško dostupne i lako dostupne dijelove tijela. Tako Barton (1985), analizirajući niz vrsta primata, nalazi da je socijalno timarenje bilo usmjereno na dijelove tijela teško dostupne timarenoj životinji, dok je samotimarenje bilo usmjereno na lako dostupne dijelove tijela. Zanimljiva su i istraživanja odnosa socijalnog timarenja i statusa u hijerarhijskoj strukturi, sa sličnim rezultatima kada se radi o kapucinima, gdje rezultati govore o preferiranju timarenja jedinke na višoj poziciji (Schino, 2012) ali i preferiranju timarenja 'prema dolje' (Paar, 1997), te rezultatima o nepovezanosti sa statusom dominacije (Schino, 2008). Nalazi na bonobo majmunima upućuju na timarenje jedinki viših na hijerarhiji (Stevens, 2005), dok rezultati na makakijima pokazuju da ženke više u hijerarhiji primaju više timarenja (Gumert, 2010; Singh, 2006). Osim o promatranoj vrsti i hijerarhijskoj strukturi, smjer, učestalost i trajanje socijalnog timarenja često ovise i o različitim varijablama kao što su srodnost, spol, dob te poznanstvo jedinki.

Proučavanju ovako složenih ponašanja moguće je pristupiti različitim metodama. Jedan od načina proučavanja složenih socijalnih interakcija unutar grupe, pa tako i obrazaca timarenja, naziva se analiza socijalnih mreža (eng. *SNA, social network analysis*). Potekla iz sociometrije, vrlo brzo je pronašla mjesto i u proučavanju interakcija među ne-ljudskim primatima (Brent, 2011), ali je uspješno korištena, između ostalog, i u proučavanju ponašanja riba, kukaca i ptica (Croft i sur., 2008). Socijalne mreže omogućuju analizu podataka na individualnoj razini, ali i na grupnoj, proučavajući npr. kako interakcije na razini pojedinaca utječu na karakteristike grupe kao cjeline (Farine, 2015). Metode iz područja socijalnih mreža tako su korištene na različitim životinjskim vrstama da bi se

proučavala ponašanja poput prijenosa informacija ili bolesti, unutargrupne i međugrupne komunikacije, stvaranja savezništva ili uspostavljanja dominacije (Krause, 2009).

U području komparativne i kognitivne psihologije su kao česti model korišteni, između ostalih primata, i obični marmozeti (Burkart, 2015; Yamazaki, 2009). Zbog relativno niske cijene držanja u zatočeništvu, male veličine tijela i visoke stope razmnožavanja privlačni su za širok raspon istraživanja, od psiholoških poremećaja (Galvao, 2008) do socijalnog ponašanja (Voelkl, 2000). Pokazalo se da su marmozeti po svojem socijalnom ponašanju i kogniciji dobar komparativan model za ljude, jer se upuštaju u ponašanja poput vezivanja u parove i kooperativnog odgoja mladunčadi te pokazuju prosocijalne tendencije i socijalne vještine poput oponašanja (Miller, 2016).

Obični marmozeti

Obični marmozeti (*Callithrix jacchus*) vrsta su neotropskih primata endemskih sjeveroistoku Brazila. Žive u socijalnim grupama koje najčešće broje 5 do 20 članova, a grupu čine odrasli mužjaci i ženke te mladunčad (Yamamoto i sur, 2014). Struktura takve grupe jest ona proširene obitelji. Obični marmozeti jedni su od rijetkih primata koji se rutinski vežu u parove i kao grupa odgajaju mlade (Miller, 2016), klasificirajući se tako kao vrsta s kooperativnim tipom razmnožavanja, gdje članovi koji se ne razmnožavaju pomažu u odgoju i brizi za mlade (Decanini i Macedo, 2008). Prisutnost tih članova u grupama u prirodi je od vitalne važnosti za preživljavanje mladunčadi zbog težine odgoja i visoke cijene njege potomstva, koja uključuje ponašanja kao što su nošenje na leđima, hranjenje i igra (Yamamoto i sur., 2008). Iako su u prirodi zabilježene grupe sačinjene od više ženki koje su u stadiju razmnožavanja, razmnožavanje u grupi je u načelu ograničeno samo na dominantan par (Schiel, 2017). Uočeno je da dominantna ženka inhibira ovulacijski ciklus podređenih ženki (Yamamoto i sur., 2008), najvjerojatnije preko signalizacije mirisom (Sousa i sur., 2005), ali i bihevioralnom supresijom razmnožavanja (Saltzman, 1997), održavajući tako status jedine ženke u grupi koja donosi mlade. Suprotno od zabilježenog kod ženki, Baker i suradnici (1999) pokazali su da ne postoji ni bihevioralna ni fiziološka supresija podređenih mužjaka od strane dominantnih mužjaka, a očevi i sinovi u grupi pokazivali su sličnu učestalost spolnog odnosa u prisutnosti ženke. Clutton-Brock (2006) je pretpostavio da će natjecanje među ženkama bilo koje vrste biti visoko kada se radi o sustavima sa kooperativnim razmnožavanjem,

gdje jedna ženka monopolizira reprodukciju. Kada se radi o marmozetima, podaci o grupama u divljini pokazuju da bi negativna socijalna ponašanja mogla biti češća kada se radi o ženkama: u jednom istraživanju ženke marmozeta češće su stupale u agonističke odnose (Yamamoto i sur., 2014), kao i u drugom, gdje su takva ponašanja najčešće bila usmjerena od strane dominantne ženke prema podređenim ženkama (Sousa i sur., 2005). Za razliku od ženki, mužjaci su pokazivali niske razine intragrupne agresije. Pretpostavljeno je da je takvo ponašanje povezano sa činjenicom da ženke imaju malo mogućnosti razmnožavanja u vlastitoj natalnoj grupi ukoliko nisu dio dominantnog para, osiguravajući si poziciju dominantne ženke najčešće tek kroz migraciju u drugu grupu u kojoj je takva pozicija slobodna (Arruda i sur., 2005; Digby, 1999). Mužjaci, s druge strane, ne odlaze iz natalne grupe ni približno često kao ženke, te osim što su za razliku od ženki zadržali fiziološku mogućnost razmnožavanja, imaju mogućnost nasljeđivanja reproduktivne pozicije (Yamamoto i sur., 2014). Navedeni podaci upućuju na različite obrasce socijalnog ponašanja kod mužjaka i ženki. Štoviše, iako je očinska briga za mladunčad rijetka kod sisavaca pa tako i primata, mužjaci iz porodice *Callithrichidae* preuzimaju aktivnu ulogu u brizi za mlade (Saito i Nakamura, 2011), upuštajući se tako u ponašanja poput nošenja, zaštite, timarenja, igranja i dijeljenja hrane s mladuncima. Neka istraživanja pokazala su i da su u grupi marmozeta mužjaci bili najčešći nositelji mladunčadi (Yamamoto i Box, 1997, Wamboldt i sur., 1988). Istraživanja timarenja na marmozetima idu u prilog pretpostavci o spolno specifičnim socijalnim obrascima. U promatranoj grupi dominantne ženke su primale više timarenja od strane mužjaka nego od podređenih ženki, a mužjaci su općenito pokazivali veću frekvenciju timarenja u usporedbi sa ženkama (Sousa i sur., 2005). Yamamoto (2014) je pokazao da mužjaci pokazuju veću razinu timarenja, a istraživanje Decaninija i suradnika (2008) pokazalo je da je dominantan mužjak u grupi bio jedinka koja se najviše upuštala u timarenje. Također, podaci pokazuju da su dominantne ženke u središtu socijalnih odnosa i najčešći partneri za timarenje (Digby, 1995), a nekoliko istraživanja upućuje na to da su dominantne ženke najčešće timarene jedinke u grupi (Decanini i Macedo, 2008; Sousa i sur., 2005; Vogt, 1978).

Na temelju pregleda navedenih istraživanja i razlika u socijalnom ponašanju, utvrđenih primarno na marmozetima u divljini, cilj ovog istraživanja bio je proučiti ponajprije samu prirodu jednog od najčešćih oblika pozitivnog socijalnog ponašanja, timarenja, a zatim i

njegov odnos s nekim od karakteristika samih jedinki te ga sagledati u kontekstu socijalnih mreža marmozeta u zatočeništvu.

Cilj, problemi i hipoteze

Cilj istraživanja bio je ispitati razlike između samotimarenja (eng. *selfgrooming*) i socijalnog timarenja (eng. *alogrooming*), kao i proučiti odnose timarenja s obzirom na spol i socijalni status jedinki u skupinama marmozeta odraslih u zatočeništvu.

Sukladno cilju, formulirani su sljedeći problemi istraživanja:

1. Postoji li razlika u duljini i frekvenciji timarenja ovisno o tome radi li se o samotimarenju ili socijalnom timarenju?
2. Razlikuju li se samotimarenje i socijalno timarenje s obzirom na dio tijela koji je predmetom timarenja?
3. Postoji li razlika u duljini i frekvenciji timarenja s obzirom na spol jedinke koja započinje timarenje?
4. Postoji li razlika u timarenju s obzirom na socijalni status jedinki koje se nalaze u odnosu timarenja?

Hipoteze

1. Postojat će značajne razlike u duljini i frekvenciji timarenja s obzirom na vrstu timarenja, gdje će prosječno vrijeme kao i frekvencija timarenja biti veći za socijalno timarenje nego samotimarenje.
2. Postojat će značajne razlike s obzirom na dio tijela koji je timaren, tako da će predmetom socijalnog timarenja češće biti teže dostupni dijelovi tijela, dok će kod samotimarenja predmetom biti lakše dostupni dijelovi tijela.
3. Postojat će značajna razlika u duljini i frekvenciji socijalnog timarenja s obzirom na spol jedinke koja započinje timarenje, te će jedinke muškog spola imati veću frekvenciju i dulje prosječno vrijeme timarenja od jedinki ženskog spola.
4. Kod socijalnog timarenja postojat će značajna razlika s obzirom na socijalni status jedinki, gdje će jedinke sa statusom para u razmnožavanju biti središnje jedinke u socijalnoj mreži timarenja.

Metoda

Uzorak

Istraživanje je provedeno na 28 marmozeta, 11 ženki i 17 mužjaka, različite starosti, rođenih i odraslih u zatočeništvu u Odsjeku za kognitivnu biologiju Sveučilišta u Beču u Austriji. Jedinke žive raspoređene u 3 obiteljske grupe u kavezima sastavljenim od vanjskog i unutrašnjeg dijela, koji su omogućavali nesmetano opažanje jedinki, dok je marmozetima onemogućeno stupanje u kontakt sa članovima drugih skupina. Zbog činjenice da kod dva marmozeta, jednog mužjaka i jedne ženke, nisu zabilježene nikakve interakcije timarenja kroz cijelo vrijeme opažanja, jedinke su izbačene iz daljnjih analiza, spuštajući veličinu uzorka na 26.



Slika 1. Dva marmozeta tijekom socijalnog timarenja.

Postupak

U svrhu prikupljanja podataka vršena su fokalna opažanja, kod kojih se kroz određen vremenski period bilježe sva opažena ponašanja praćene jedinke, a ponašanja drugih jedinki u skupini se ne bilježe, da bi se nakon isteka vremenskog perioda prešlo na

sljedeću jedinku, sve dok nisu pokriveni svi članovi skupine (Martin i Bateson, 2007; Altman, 1974). Marmozeti su naviknuti na svakodnevnu prisutnost opažača, pa samo prikupljanje podataka nije mijenjalo ponašanje jedinki. Sva opažanja, vremenski ograničena na 5 minuta, zabilježena su video kamerom u periodu između listopada 2013. i prosinca 2014. Opažanja su vršena nekoliko puta tjedno, snimanja su podijeljena na jutarnja i večernja, a svakim danom opažanja obuhvaćeni su svi marmozeti u slučajnom redoslijedu. Tako je prikupljeno 1995 snimki u ukupnom trajanju od 166.5 sati. Tijekom analiziranja video snimki bilježena su sva ponašanja timarenja vezana za određenu jedinku. Timarenje je definirano kao čišćenje ili manipuliranje krznom ili kožom jedinke korištenjem ruku ili usta, a tijekom svakog opaženog ponašanja bilježeno je radi li se o samotimarenju ili socijalnom timarenju, ukupno trajanje timarenja u sekundama, jedinka koja je započela kao i jedinka koja je bila timarena, te dio tijela koji je bio timaren. Ako bi jedinka u određenom trenutku prestala s timarenjem ili je kontakt prekinut, ponovno započinjanje bilježeno je kao novo ponašanje.

Analiza socijalne mreže

Radi analiziranja odnosa socijalnog statusa i pozicije jedinki u socijalnoj mreži timarenja, korištena je analiza socijalne mreže (*eng SNA, social network analysis*) (Marjanović, 2013). Analiza socijalne mreže često je korištena metoda kada se istražuju kompleksni socijalni odnosi, kao što su privrženost, agresija ili izbjegavanje, jer daje uvid u socijalnu strukturu grupe na deskriptivnoj i kvantitativnoj razini, uz mogućnost vizualnog prikaza strukture, te omogućuje analizu odnosa između jedinki koja nije ograničena samo na analizu dijada (Farine, 2015). Socijalna mreža sastoji se od čvorova i veza između tih čvorova. Čvorovi predstavljaju opažane jedinke te posjeduju određene attribute, kao što su spol, dob ili informacija o genetskoj povezanosti. Veze među čvorovima obično su kvantificirane opažene interakcije koje želimo proučavati, npr. broj davanih i broj primanih timarenja. Općenito se smatra da će u određenoj socijalnoj mreži važniji čvor biti onaj koji ima više susjednih čvorova, kod kojeg su snage veza između njega i susjednih čvorova veće. U vizualnom prikazu socijalne mreže je debljina veze među čvorovima pokazatelj snage veze među čvorovima.

Rezultati

Prikupljeni podaci obrađeni su pomoću programa za statističku obradu podataka SPSS v. 21.0. Socijalna mreža timarenja analizirana je programom UCINET, u čijem paketu je i program Netdraw, korišten za konstrukciju vizualnog prikaza mreže (Borgatti, 2002).

Ukupno je zabilježeno 666 ponašanja timarenja, od čega 282 samotimarenja i 384 socijalnog timarenja kroz vremenski period od 166.5 sati.

Samotimarenje i socijalno timarenje

Da bismo odgovorili na prvi problem istraživanja, odnosno provjerili postoji li razlika u učestalosti i trajanju između samotimarenja i socijalnog timarenja, izračunata su prosječna trajanja timarenja za svaku jedinku, izražena u sekundama, te učestalost timarenja, izražena kao prosječan broj opaženih ponašanja po satu. Deskriptivni pokazatelji, kao i rezultati Kolmogorov-Smirnovljeva testa kojim je provjeravan normalitet distribucije varijabli, prikazani su u Tablici 1. Slučajevi u kojima nije zabilježena nijedna interakcija timarenja, onemogućujući tako računanje prosječnog vremena interakcije, izbačeni su iz analize trajanja ($N = 24$).

Tablica 1

Osnovni deskriptivni podaci vremena (s) i učestalosti (prosječan broj interakcija po satu) za samotimarenje i socijalno timarenje te rezultati testiranja normaliteta distribucija

		<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Sd</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>	<i>KS</i>	<i>p</i>
Trajanje	Samotimarenje	24	9.98	4.618	2.38	22	.194	.02
	Socijalno timarenje	24	15.6	7.398	4	31.11	.130	.200
Učestalost	Samotimarenje	26	1.69	1.220	.31	5.28	.199	.01
	Socijalno timarenje	26	2.34	1.997	0	5.76	.169	.05

Iz Tablice 1 vidljivo je da je prosječna duljina, kao i učestalost timarenja veća kod socijalnog timarenja nego kod samotimarenja. Kolmogorov-Smirnovljev test upućuje na značajna odstupanja od normalne distribucije za sve varijable osim za prosječno trajanje socijalnog timarenja, dok su distribucije prosječnog trajanja samotimarenja te učestalosti samotimarenja i socijalnog timarenja pozitivno asimetrične i pomaknute prema nižim

vrijednostima. Iz tog je razloga za statističku analizu razlika u aritmetičkim sredinama varijabli duljine trajanja i učestalosti trajanja timarenja odabran Wilcoxon test usklađenih parova. Rezultati pokazuju statistički značajnu razliku u duljini trajanja timarenja, pri čemu se jedinke upuštaju u duža timarenja kada se radi o socijalnom timarenju ($z = -2.771$, $p = .006$), no nije dobivena statistički značajna razlika učestalosti timarenja ($z = -1.473$, $p = .141$).

Timarenje i dijelovi tijela

Da bismo odgovorili na drugi istraživački problem o razlici između samotimarenja i socijalnog timarenja s obzirom na dijelove tijela koji se razlikuju po dostupnosti za jedinku koja timari, za svaku jedinku su svi opaženi slučajevi timarenja podijeljeni prvo na samotimarenja i socijalna timarenja, a zatim s obzirom na dio tijela koji je timaren: glava, vrat, leđa, prednji dio, ruka, šaka, noga, stopalo, rep. Kao teško dostupni dijelovi tijela kategorizirani su glava, vrat i leđa, a ostatak kao lako dostupni dijelovi tijela, tj. dijelovi kod kojih jedinka nema problem dostupnosti ili dohvaćanja pri samotimarenju. Broj opaženih timarenja za svaku kategoriju podijeljen je s ukupnim brojem opaženih ponašanja timarenja za pojedinu jedinku, zasebno za samotimarenje i socijalno timarenje, kako bi se dobile proporcije timarenja određenog dijela tijela. U Tablici 2 prikazani su deskriptivni podaci za tako dobivene varijable te informacije o normalitetu distribucija provjeravanog Kolmogorov-Smirnovljevim testom. Test normalnosti distribucije pokazao je da su pretpostavke zadovoljene samo za varijable glave i vrata kod socijalnog timarenja te šake i repa kod samotimarenja. Stoga je kao statistički test odabran Wilcoxon test usklađenih parova, a rezultati analize prikazani su u Tablici 3.

Tablica 2

Osnovni deskriptivni podaci varijabli prosječnih proporcija samotimarenja i socijalnog timarenja s obzirom na dio tijela te rezultati testiranja normaliteta distribucija ($N = 26$)

<i>Dio tijela</i>	<i>Vrsta timarenja</i>	<i>M</i>	<i>Sd</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>	<i>KS</i>	<i>p</i>
Glava	S	0	0	0	0		
	SOC	.36	.246	0	1	.116	.200
Vrat	S	0	0	0	0		
	SOC	.17	.153	0	.5	.140	.200
Leđa	S	0	0	0	0		

	SOC	.43	.273	0	1	.175	.039
Prednji dio	S	.11	.156	0	.57	.266	<.001
	SOC	.09	.110	0	.36	.243	<.001
Ruka	S	.02	.048	0	.16	.431	<.001
	SOC	.01	.029	0	.09	.508	<.001
Šaka	S	.21	.199	0	.58	.165	.068
	SOC	0	0	0	0		
Noga	S	.12	.198	0	.67	.306	<.001
	SOC	.07	.198	0	1	.371	<.001
Stopalo	S	.08	.101	0	.33	.257	<.001
	SOC	.00	.007	0	.04	.539	<.001
Rep	S	.51	.238	0	1	.164	.070
	SOC	.11	.112	0	.4	.214	.003

Legenda. S = samotimarenje; SOC = socijalno timarenje

Rezultati pokazuju da su marmozeti značajno više timarili sami sebe kada se radilo o predjelima repa, stopala i šake, dok su se značajno više upuštali u socijalna timarenja kada se radilo o predjelu glave, vrata i leđa. Razlike koje se odnose na prednji dio, ruku i nogu nisu se pokazale statistički značajnima, što upućuje na neznačajne razlike između samotimarenja i socijalnog timarenja za te dijelove tijela.

Tablica 3

Rezultati Wilcoxon testa usklađenih parova za varijable prosječne proporcije samotimarenja i socijalnog timarenja s obzirom na dio tijela

	Glava	Vrat	Leđa	Prednji dio	Ruka	Šaka	Noga	Stopalo	Rep
<i>z</i>	-4.109	-3.824	-4.016	-1.046	-0.979	-3.726	-1.573	-3.296	-4.319
<i>p</i>	<.001	<.001	<.001	.295	.328	<.001	.116	.001	<.001

Socijalno timarenje i spol

Da bismo odgovorili na treći problem, odnosno analizirali spolnu razliku u socijalnom timarenju, rezultati o učestalosti i prosječnom trajanju timarenja podijeljeni su u dvije skupine. Tablica 4 prikazuje deskriptivne podatke za svaku varijablu s obzirom na spol, kao i rezultate Kolmogorov-Smirnovljeva testa za provjeru normaliteta distribucije.

Tablica 4

Osnovni deskriptivni podaci vremena i učestalosti socijalnog timarenja te rezultati testiranja normaliteta distribucija s obzirom na spol jedinki

		<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Sd</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>	<i>KS</i>	<i>p</i>
Trajanje	Mužjaci	15	16.33	8.295	6.5	31.11	.235	.026
	Ženke	9	14.44	5.884	4	21.5	.158	.200
Učestalost	Mužjaci	16	2.29	2.110	0	5.44	.210	.058
	Ženke	10	2.45	1.907	0	5.76	.276	.029

Deskriptivni podaci pokazuju nešto veće prosječno trajanje socijalnog timarenja kod mužjaka u odnosu na ženke, dok su rezultati obrnuti za učestalost, gdje ženke pokazuju nešto veću prosječnu učestalost timarenja u odnosu na mužjake. S obzirom da dvije varijable zadovoljavaju uvjet normalne distribucije - prosječno vrijeme trajanja timarenja kada se radi o ženkama te učestalost timarenja kada se radi o mužjacima - a preostale varijable odstupaju od normalne distribucije, kao test za statističku analizu odabran je Mann-Whitney U test, neparametrijski ekvivalent *t*-testu za nezavisne uzorke. Rezultati pokazuju statistički neznačajnu spolnu razliku u varijabli prosječnog trajanja socijalnog timarenja ($U = 64.50$, $p = .858$), kao i u učestalosti socijalnog timarenja ($U = 70.50$, $p = .616$), što znači da između mužjaka i ženki marmozeta ne postoji razlika u timarenju.

Socijalno timarenje i socijalni status

Da bismo odgovorili na četvrti problem, odnosno provjerili odnos socijalnog statusa jedinki u grupi s njihovim položajem u socijalnoj mreži timarenja, korištena je analiza

socijalnih mreža. U računalnom programu UCINET konstruirana je matrica interakcija socijalnog timarenja između jedinki, zasebno za svaku od triju grupa. Za svaku jedinku unijeti su podaci o tome koliki je bio broj interakcija u kojima je specifična jedinka timarila određenu drugu jedinku. Prva grupa sastojala se od 10 članova (7 Ž), druga od 8 (2 Ž) te posljednja od 8 članova (1 Ž). Pripadnost grupi kao i status razmnožavanja, tj. ima li jedinka dominantan status u grupi, prikazani su u Tablici 5. Nakon konstrukcije matrice, izračunate su mjere centralnosti za svaku jedinku, također prikazane u Tablici 5. Svojstvena centralnost je mjera kojom se izražava utjecaj jedinke u socijalnoj mreži, a ovisna je o snazi veza promatrane jedinke s drugim jedinkama, ali i o snazi utjecaja tih drugih jedinki s kojima je ona sama povezana. Ulazni stupanj čvora i izlazni stupanj čvora jednostavne su mjere centralnosti, koje se temelje na broju interakcija s neposrednim susjednim čvorovima u mreži. Ulazni stupanj čvora se odnosi na broj primanih timarenja, dok se izlazni stupanj čvora odnosi na broj danih timarenja. Kod svih triju mjera centralnosti veći broj znači da jedinka povezanija s drugim jedinkama te time zauzima važnije, centralnije mjesto u mreži.

Tablica 5

Mjere centralnosti u socijalnoj mreži za pojedinu jedinku

<i>Jedinka</i>	<i>Grupa</i>	<i>Status</i>	<i>Svojstvena centralnost</i>	<i>Ulazni stupanj čvora</i>	<i>Izlazni stupanj čvora</i>
Aurora	1	0	0.635	10	12
Jack	1	0	0.579	15	6
Kiri	1	1	1.863	23	35
Luna	1	0	0.834	22	13
Mink	1	0	1.114	23	11
Nemo	1	0	0.941	23	12
Oli	1	0	1.253	22	36
Sparrow	1	0	0.034	1	0
Veli	1	0	0.734	5	18
Zaphod	1	1	1.995	33	34
Augustina	2	1	0.993	12	12
Clever	2	0	0.002	0	1
Fimo	2	0	1.248	16	22
Fix	2	0	0.060	1	1

Locri	2	0	1.622	28	34
Pandu	2	0	0.908	15	13
Pooh	2	1	1.579	31	19
Yara	2	0	1.588	25	26
Ernesto	3	1	3.122	13	34
Ginevra	3	1	2.808	22	2
Kobold	3	0	0	2	2
Smart	3	0	0	2	4
Valentino	3	0	0.341	3	3
Vento	3	0	0	0	0
Vero	3	0	0.377	3	4
Vincent	3	0	1.352	13	11

Legenda. Status = 0 - jedinka se ne razmnožava, 1 - jedinka se razmnožava

Rezultati pokazuju da su u grupi 1 najveće mjere centralnosti imali Zaphod i Kiri, par koji ujedno ima i dominantan status u grupi, što se ponovilo i u grupi 3 gdje su najveće vrijednosti imali dominantan par Ernesto i Ginevra, dok je u grupi 2 dominantna ženka Augustina na nižem mjestu u odnosu na mužjaka Pooha. Individualne vrijednosti mjera centralnosti korištene su zatim da bi se izračunale prosječne vrijednosti s obzirom na socijalni status jedinki, te su u Tablici 6 prikazani osnovni deskriptivni podaci i rezultati testiranja normaliteta distribucija Kolmogorov-Smirnovljevim testom za tako dobivene varijable.

Tablica 6

Osnovni deskriptivni podaci prosječnih mjera centralnosti u socijalnoj mreži socijalnog timarenja s obzirom na status jedinki te rezultati testiranja normaliteta distribucija

	<i>Status</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>Sd</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>	<i>KS</i>	<i>p</i>
Svojstvena centralnost	0	20	.66	.58	.000	1.62	.203	.03
	1	6	2.06	.79	.993	3.12	.200	.200
Ulazni stupanj čvora	0	20	11.45	10.92	.000	36	.194	.048
	1	6	22.67	13.88	2	35	.293	.117
Izlazni stupanj čvora	0	20	11.55	9.75	.000	28	.199	.037
	1	6	22.33	8.75	12	33	.190	.200

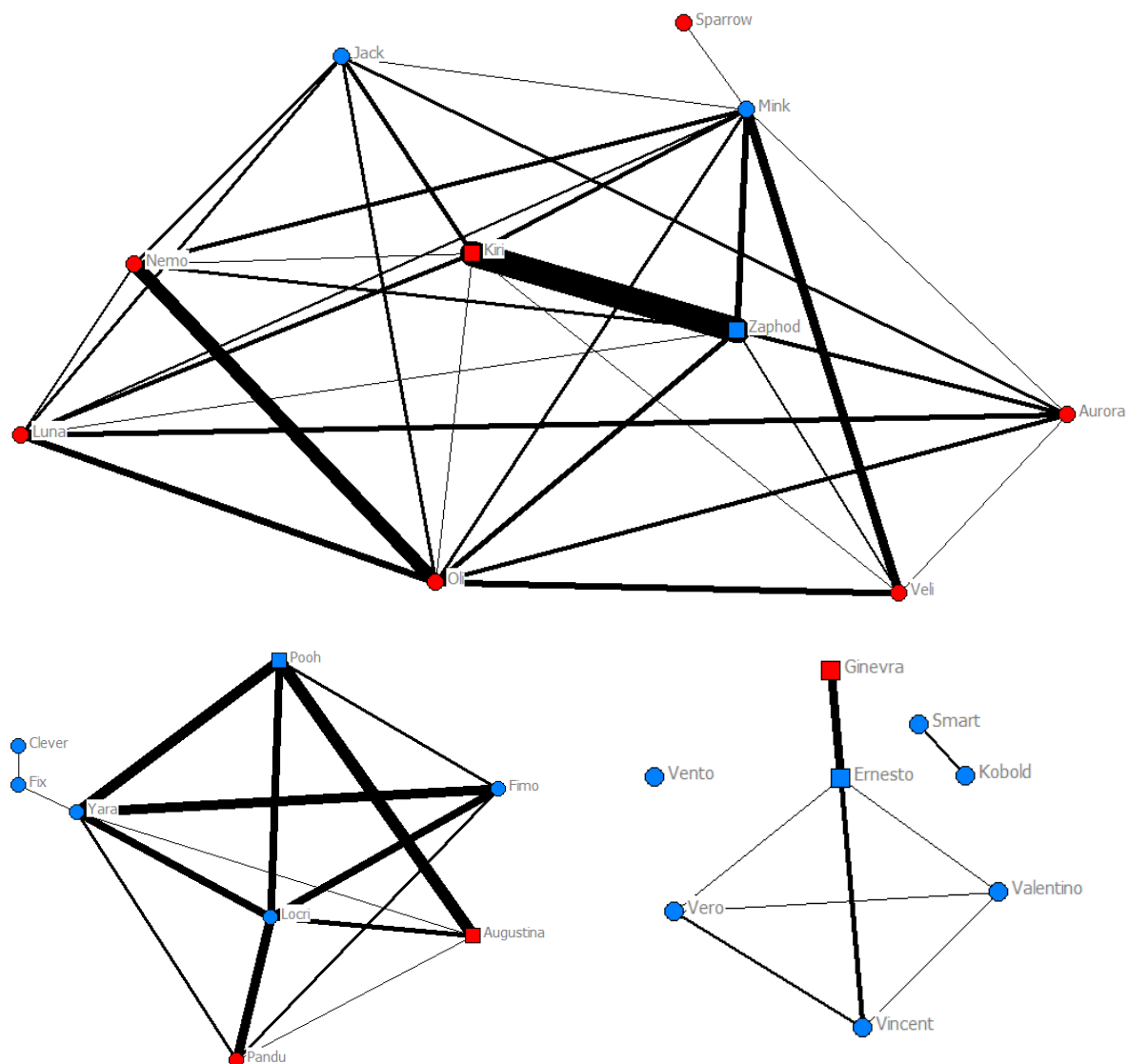
Legenda. Status = 0 - jedinke se ne razmnožavaju, 1 – jedinke se razmnožavaju

Usporedba prosječnih vrijednosti mjera centralnosti pokazuje da su za sve tri mjere, svojstvena centralnost, ulazni stupanj čvora i izlazni stupanj čvora, vrijednosti veće za dominantne jedinice nego za nedominantne, što govori o njihovoj većoj centralnosti u mreži, s obzirom na ulazni stupanj čvora (22.67 prema 11.45) i izlazni stupanj čvora (22.33 prema 11.55) te većem utjecaju u mreži s obzirom na svojstvenu centralnost (2.06 prema .66). Da bismo testirali značajnost ovih razlika, izabran je Mann-Whitney U test, s obzirom na to da je testiranje normaliteta distribucija Kolmogorov-Smirnovljevim testom pokazalo da su pretpostavke zadovoljene za sve tri varijable, ali samo u slučajevima kada se radilo o dominantnim jedinkama, a ne i o podređenim. Rezultati testa prikazani su u Tablici 7, iz koje je vidljivo da dominantne jedinice imaju statistički značajno veće rezultate od podređenih u svojstvenoj centralnosti, kao i izlaznom stupnju čvora, no razlika je statistički neznčajna u ulaznom stupnju čvora. Na temelju matrice interakcija među jedinkama u programu Netdraw su konstruirani i vizualni prikazi triju socijalnih mreža, gdje veze među čvorovima prikazuju zbroj davanih i primanih timarenja od strane pojedine jedinice, a deblje veze predstavljaju veći broj interakcija (Slika 2).

Tablica 7

Rezultati Mann-Whitney U testa za prosječne mjere centralnosti u socijalnoj mreži socijalnog timarenja s obzirom na status jedinke

	Svojstvena centralnost	Ulazni stupanj čvora	Izlazni stupanj čvora
<i>Mann-Whitney U</i>	8.00	31.50	27.50
<i>p</i>	.002	.082	.047



Slika 2. Konstruirane socijalne mreže interakcija socijalnog timarenja za 3 grupe marmozeta. Čvorovi predstavljaju jedinke, a debljina poveznica između čvorova snagu povezanosti, gdje deblja poveznica označava snažniju povezanost. Plavom su označeni mužjaci, crvenom ženke. Kvadrati predstavljaju jedinke koje se razmnožavaju a krugovi jedinke koje se ne razmnožavaju.

Rasprava

Samotimarenje, socijalno timarenje i dijelovi tijela

Prvi i drugi problem istraživanja bili su ispitati prirodu ponašanja timarenja kod običnih marmozeta odraslih u zatočeništvu, uspoređujući učestalost i duljinu samotimarenja i socijalnog timarenja te ih sagledavajući u kontekstu dijela tijela koje je predmetom timarenja. Dunbar (2010) je uvidio da postoji funkcionalna razlika između ovih dvaju

ponašanja, pri čemu je u fokusu samotimarenja higijena pojedinca, dok socijalno timarenje ima važnu ulogu u socijalnim procesima, kao što je socijalno povezivanje jedinki. Svrha proučavanja dijelova tijela prilikom timarenja bitna je zato što se pretpostavlja da bi timarenje, ako je njegova funkcija striktno higijenska, moglo biti usmjereno na dijelove tijela teško dostupne za čišćenje samoj jedinki. Tako bi u slučaju da se socijalno timarenje odvija pretežno na dijelovima tijela nedostupnima ili teško dostupnima timarenoj jedinki nalaz podržavao hipotezu o higijenskoj funkciji socijalnog timarenja, gdje jedna jedinka timari drugu prvenstveno da je očisti od nametnika ili nečistoće (Barash i Hutchins, 1976). S druge strane, kad ne bi postojala selektivna preferencija dijelova tijela biranih za timarenje, te bi jedinke u jednakoj mjeri birale i lako i teško dostupne dijelove tijela, a time i dijelove tijela različitih stupnjeva čistoće, nalaz bi upućivao na nešto više od higijenske funkcije. Također, razlike u duljini i frekvenciji mogu upućivati na različitost funkcija – veća posvećenost socijalnom timarenju u usporedbi sa samotimarenjem, koje ima samo utilitarnu funkciju, upućuje na njegovu važnu socijalnu ulogu.

Iako se od ukupnog broja zabilježenih timarenja 384 ili 57.7% odnosilo na socijalna timarenja, dok se na samotimarenja odnosilo 282 ili 42.3% događaja, nije utvrđena značajna razlika u prosječnoj učestalosti timarenja (prosječnom broju zabilježenih ponašanja timarenja po satu), što znači da se naša grupa marmozeta u jednakoj mjeri upuštala i u samotimarenja i u socijalna timarenja. Međutim, pronađena je statistički značajna razlika između prosječnog trajanja timarenja izraženog u sekundama, gdje su se jedinke upuštale u duža timarenja kada se radilo o socijalnom timarenju u usporedbi sa samotimarenjem. Analizom timarenih dijelova tijela utvrđeno je da je velika proporcija socijalnog timarenja bila usmjerena na dijelove tijela klasificirane kao teško dostupne. Marmozeti su u prosjeku 42.8% socijalnih timarenja učinili na predjelu leđa, 35.7% na predjelu glave i 17.3% na predjelu vrata, a statistički značajna razlika u smjeru samotimarenja pronađena je na predjelu šake (21.2% prema 0%), stopala (8.5% prema 0.1%) te repa (50.7% prema 11%). Dobiveni nalazi, prvenstveno velika proporcija socijalnog timarenja nedostupnih dijelova tijela, ukazuju na to da je kod marmozeta higijena ključan aspekt socijalnog timarenja. No, iako su predio repa, stopala i šake najviše timarili sami, nijedan dio osim šake nije bio zanemaren u socijalnom timarenju, a razlike na predjelu nogu, ruku i prednjeg dijela nije bilo, što znači da su ti dijelovi timareni

podjednako. U svjetlu činjenice da su socijalna timarenja trajala znatno duže od samotimarenja, dobiveni rezultati djelomično podupiru i teoriju o socijalnoj ulozi socijalnog timarenja.

Socijalno timarenje i spol

Treći problem istraživanja bio je ispitati u kakvom je odnosu socijalno timarenje sa spolom jedinki. Spolne razlike u socijalnom ponašanju su često proučavana tema, pa tako i kada se radi o timarenju (Lonsdorf, 2017; Mitchell i Tokunaga, 1976). Kod usporedbe ovih nalaza s onima iz ranijih istraživanja treba naglasiti razliku između majmuna starog i novog svijeta te činjenicu da su majmuni novog svijeta, u koje spadaju i obični marmozeti, u istraživanjima trenutno podzastupljena proučavana skupina. Ipak, na osnovi rezultata iz literature dobivenima na marmozetima proučavanima većinski u divljini (Yamamoto, 2014; Sousa i sur, 2005) i poznavajući socijalnu strukturu marmozeta, pretpostavljeno je da će se mužjaci u prosjeku upuštati u timarenja više od ženki te da će ta timarenja trajati dulje. Razlika između prosječnog broja socijalnog timarenja po satu promatranja (2.45 za ženke i 2.29 za mužjake) te prosječnog trajanja timarenja (14.44s za ženke i 16.33s za mužjake) nije se pokazala statistički značajnom. Unatoč navodima u literaturi koji pokazuju spolne razlike u učestalosti timarenja, podaci na našem uzorku nisu to potvrdili. Moguće objašnjenje je da su socijalni procesi u zatočeništvu znatno drugačiji od onih u divljini. Interakcije timarenja često su promatrane paralelno s agonističkim ponašanjima (Schino, 2007), omogućujući tako proučavanje razlika između pozitivnih i negativnih socijalnih ponašanja. Moguće je da jedinke u zatočeništvu zbog lagodnijeg načina života i smanjene kompeticije pokazuju egalitarnije socijalne procese, kako negativne, tako i pozitivne, te su razlike manje naglašene. Također, u zatočeništvu se može aktivno utjecati na socijalnu strukturu grupe, mičući ili dodajući članove grupa kako bi se uspostavili što pogodniji odnosi među jedinkama. Za potpunu usporedbu bilo bi potrebno usporediti uzorke marmozeta rođenih i odraslih u zatočeništvu kako bi se dobila prava slika i omogućila usporedba s nalazima iz divljine.

Socijalno timarenje i socijalni status

Četvrti problem istraživanja bio je ispitati odnos između socijalnog statusa jedinki i socijalnog timarenja. Kako je već navedeno, marmozeti su vrsta primata koji žive u grupama u kojima središnje mjesto drži dominantan par, koji se ujedno i razmnožava, a

ostale jedinke su im podređene. U svrhu odgovora na problem korištena je analiza socijalnih mreža jer, između ostalog, omogućuje procjenu integracije jedinke u mreži na temelju njezinih mjera centralnosti. Uzorak ovog istraživanja sastojao se od 26 marmozeta podijeljenih u 3 skupine, svaka sa svojim dominantnim parom. Podaci su temeljeni na učestalosti socijalnog timarenja, a rezultati su pokazali da su se dominantne jedinke razlikovale od podređenih po mjerama centralnosti kada se radilo o svojstvenoj centralnosti i izlaznom stupnju čvora, ali ne i ulaznom stupnju čvora. Dok ulazni i izlazni stupanj čvora pokazuju integraciju jer govore o broju poveznica, svojstvena centralnost pokazuje važnost jedinke u određenoj mreži jer, osim što u obzir uzima broj poveznica, vodi računa i o tome kolika je snaga/povezanost tih jedinki. Zajedno, mjere centralnosti odgovaraju na pitanje o tome tko je najvažnija i centralna jedinka u skupini. Koliko su dominantne jedinke u središtu interakcija socijalnog timarenja govore i rezultati na individualnoj razini, gdje je u čak dvije grupe dominantan par (Zaphod i Kiri, Ernesto i Ginevra) bio na vrhu po procijenjenoj svojstvenoj centralnosti. Nalazi su u skladu s uočenim obrascima timarenja u divljini (Digby, 1995; Decanini i Macedo, 2008), no usporedbe su teže s obzirom na nedostatak istraživanja na temu socijalnih mreža kod marmozeta ili kod drugih vrsta majmuna kooperativnog razmnožavanja, a usporedba s drugim vrstama ne-ljudskih primata nije preporučena upravo zbog specifičnog načina socijalne organizacije marmozeta.

S obzirom na rezultate istraživanja, još uvijek nije utvrđeno radi li se kod socijalnog timarenja primarno o higijenskoj ili socijalnoj funkciji, no vidljivo je da je timarenje važno ponašanje kojem marmozeti posvećuju značajan dio svojeg vremena, stupajući tako u odnose s velikim brojem članova grupe, a povezano je s nekim važnim karakteristikama jedinki, kao što je dominantan status u grupi. Timarenje je važno socijalno ponašanje čije proučavanje može dati informacije o formiranju samih grupa, grupnih procesa te socijalnih odnosa, što zauzvrat može pridonijeti razumijevanju filogenetskog razvoja tih ponašanja kod drugih neljudskih primata te ljudi.

Ograničenja i implikacije za daljnja istraživanja

Prvo ograničenje ovog istraživanja je činjenica da je uzorak bio skupina marmozeta rođenih i odraslih u zatočeništvu. Radi zaključivanja o socijalnim procesima i ponašanjima te njihovoj povezanosti s drugim varijablama i karakteristikama jedinki, bilo

bi nužno promatranja vršiti u prirodnom okruženju na koje su kao vrsta naviknuti i prilagođeni, a veze između članova grupe su se razvile prirodno. Bez usporedbe između grupa u zatočeništvu i grupa u divljini nemoguće je znati kako način života utječe na grupu i kako se to preslikava na unutargrupne procese. Sljedeći koraci istraživanja bili bi pokušaji usporedbe upravo tih nalaza. Drugi nedostatak je da su se promatrane grupe značajno razlikovale po svojoj strukturi. Osim različitog broja članova, postojale su i velike demografske razlike s obzirom na spol i dob jedinki, kao i prije koliko vremena je određena grupa oformljena. Radi stvaranja potpune slike o prirodi socijalnog timarenja, bilo bi važno u obradu uvrstiti i podatke o starosti te genetskoj sličnosti, tj. obiteljskoj povezanosti među jedinkama. Tada bi se u analizi socijalnih mreža mogle raditi i usporedbe na grupnoj razini, uspoređujući grupe različite genetske srodnosti i karakteristike njihovih mreža. Također, u grupi broj 3 su u periodu promatranja rođena dva mladunca, praveći tako i razliku između grupa s obzirom na važne događaje koji su se desili tijekom vremenskog okvira istraživanja. Daljnja istraživanja mogla bi se baviti upravo proučavanjem promjena u unutargrupnoj dinamici prije i nakon kritičnih događaja kao što su rođenja mladunaca ili smrt članova grupe.

Zaključak

Svrha istraživanja bila je istražiti prirodu socijalnog timarenja i samotimarenja kod marmozeta i proučiti odnos socijalnog timarenja sa spolom i dominantnim statusom jedinki. Utvrđeno je sljedeće:

- 1) Hipoteza o razlici između socijalnog timarenja i samotimarenja djelomično je potvrđena. Marmozeti se nisu češće upuštali u socijalno timarenje s obzirom na samotimarenje, ali su socijalna timarenja trajala dulje od samotimarenja.
- 2) Potvrđena je hipoteza o različitom timarenju dijelova tijela, jer su marmozeti u većoj proporciji socijalno timarili teško dostupne dijelove tijela, a samotimarenje obavljali na lako dostupnim dijelovima tijela.
- 3) Nije potvrđena hipoteza o spolnoj razlici u socijalnom timarenju.
- 4) Potvrđena je hipoteza o povezanosti dominantnog statusa i timarenja, jer su dominantne jedinke u socijalnim mrežama timarenja bile centralnije od podređenih jedinki.

Literatura

- Altman, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Arruda M.F, Araujo A., Sousa M.B.C., Albuquerque F.S., Albuquerque A.C.S.R., i Yamamoto M.E. (2005). Two breeding females within free-living groups may not always indicate polygyny: alternative subordinate female strategies in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 76, 10-20.
- Azevedo C.V.M., Menenez, A.A.L., Queiroz, J.W., i Moreira, L.F.S. (1996). Circadian and Ultradian Periodicities of Grooming Behavior in Family Groups of Common Marmosets (*Callithrix jacchus*) in Captivity. *Biological Rhythm Research*, 27, 374-385.
- Baker, J.V., Abbott, D.H., I Saltzman, W. (1999). Social determinants of reproductive failure in male common marmosets housed with their natal family. *Animal Behavior*, 58, 501-513.
- Bittetti, D. MS. (1997). Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Animal Behavior*, 54, 199-211.
- Borgatti, S.P., Everett, M.G., i Freeman, L.C. (2002). *Ucinet 6 for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies.
- Boccia, M.L. (1983). A functional analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 4, 399-418.
- Brent, L.J.N., Lehmann, J., i Ramos-Fernandez, G. (2012). Social network analysis in the study of nonhuman primates: a historical perspective. *American Journal of Primatology*, 73, 720-730.
- Burkart, J.M., i Finkenwirth, C. (2015). Marmosets as model species in neuroscience and evolutionary anthropology. *Neuroscience Research*, 93, 8-19.
- Call, J. (2001). Chimpanzee social cognition. *Trend sin Cognitive Science*, 5, 388-393.
- Call, J., Judge, P. G. i de Waal, F. (1996). Influence of kinship and spatial density on reconciliation and grooming in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 39, 35-45.
- Clutton-Brock, T.H., Hodge, S.J., Spong, G., Russell, A.F., Jordan, N.R., Bennett, N.C., Sharpe, L.L., Manser, M.B. (2006). Intrasexual competition and sexual selection in cooperative mammals. *Nature*, 444, 1065-1068.
- Croft D.P., James R., i Krause J. (2008). *Exploring Animal Social Networks*. New Jersey: Princeton University Press.
- Decanini, D.P., Macedo R.H. (2008). Sociality in *Callithrix Penicillata*: I. intragroup male profile. *International Journal of Primatology*, 29, 433-447.

- Digby L.J. (1999). Sexual behavior and extragroup copulations in a wild population of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 70, 136-45.
- Digby, L.J. (1995). Social organization in a wild population of callithrix jacchus: II. Intragroup social behavior. *Primates*, 36, 361-375.
- Dunbar, R.I.M. (1988). *Primate Social Systems*. New York: Cornell University Press.
- Dunbar, R.I.M. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57, 121-131.
- Dunbar, R.I. (2010). The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and Behavioural Reviews*, 34, 260-8.
- Farine, D.R., Whitehead, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1144-1163.
- Graham, D.M. (2016). Exploring social cognition with marmosets. *Laboratory Animals*, 45, 249.
- Gumert, M.D. (2010). Dominance and reciprocity in the grooming relationship of female long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in Indonesia. U: Gursky, S. i Supriatna, J. (2010). *Indonesia Primates*. Springer.
- Henzi, S.P., i Barret, L. (1999). The value of grooming to primates. *Primates*, 40, 47-59.
- Huber, L., Voelkl, B. (2009). Social and physical cognition in marmosets and tamarins. U: Susan, M.F., Leila, M. P., i Lesa, C.D. (Ur). *The smallest anthropoids. The marmoset/Callimico radiation*. Springer Science and Bussiness Media.
- Hutchins, M., i Barash, D.P. (1976). Grooming in primates: implications for its utilitarian function. *Primates*, 17, 145-150.
- Jeroen M. G. S., Hilde V., Han de Vries i Linda Van Elsacker (2005). The Influence of the Steepness of Dominance Hierarchies on Reciprocity and Interchange in Captive Groups of Bonobos (*Pan paniscus*). *Behaviour*, 142, 941-960.
- Joly, M., Micheletta, J., De Marco, A., Langermans, J. A., Elisabeth, H.M.S., i Waller, B.M. (2017). Comparing physical and social cognitive skills in macaque species with different degrees of social tolerance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 1862.
- Julia, L., i Christophe, B. (2008). Sexual Differences in Chimpanzee Sociality. *International Journal of Primatology*, 29, 65-81.
- Krause J., James R., i Lusseau D.(2009). Animal social networks: an introduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 967-973.
- Lehmann, J., Korstjens, A.H., i Dunbar, R.I.M. (2007). Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behavior*, 74, 1617-1629.
- Lonsdorf, E.V. (2017). Sex differences in nonhuman primate behavioral development. *Journal of Neuroscience Research*, 95, 213-221.

- Marjanović, M. (2013). *Analiza korporativnih društvenih mreža*. Neobjavljeni diplomski rad. Zagreb: Fakultet elektrotehnike i računarstva.
- Martin, P. i Bateson, P. (2007). *Measuring behaviour: an introductory guide*. New York: Cambridge University Press.
- Mitchell, G. i Daniel, H. T. (1976). Sex differences in nonhuman primate grooming. *Behavioural Processes*, 1, 335-345.
- Novak, M.A. i Suomi, S.J. (1991). Social interaction in nonhuman primates: an underlying theme for primate research. *Laboratory Animal Science*, 41, 308-14.
- Opsahl, T., Agneessens, F., Skvoretz, J. (2010). Node centrality in weighted networks: Generalizing degree and shortest paths. *Social Networks*, 32, 245-251.
- Parr, L.A., Matheson, M.D., Bernstein, I.S., i De Waal, F.B.M. (1997). Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 54, 361-7.
- Perry, S. (2011). Social traditions and social learning in capuchin monkeys (*Cebus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 988-996
- Saito, A., Nakamura, K. (2011). *Parent-infant relationship in Marmosets*. U: Williams, R.M. (2011). *Monkeys: Biology, Behavior and Disorders*. Nova Science Publishers.
- Schino, G., Di Giuseppe, F., i Visalberghi, E. (2008). Grooming, rank, and agonistic support in tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 71, 101-105.
- Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 62, 265-271.
- Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, 18, 115-120.
- Singh M., Krishna B. A. i Singh, M. (2006). Dominance hierarchy and social grooming in female lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in the Western Ghats, India; *Journal of Biosciences*, 31, 369–377.
- Sousa, M.B., Albuquerque, A.C., Albuquerque Fda.S., Araujo, A., Yamamoto, M.E., Arruda, Mde. F. (2005). Behavioral strategies and hormonal profiles of dominant and subordinate common marmoset females in wild monogamous groups. *American journal of primatology*. 67, 37-50.
- Sparks, J. (1967). Allogrooming in Primates: a Review. U: Morris, D. (Ed.), *Primate ethology*. New Brunswick: AldineTransaction.
- Swedell, L. (2012). Primate Sociality and Social Systems. *Nature Education Knowledge*, 3, 84.
- Tiddi, B., Aureli, F., i Schino, G. (2012). Grooming up the hierarchy: the exchange of grooming and rank-related benefits in a new world primate. *Plos one*, 7, 5.

- Vogt, J.L. (1978). The social behavior of a marmoset (*Saguinus Fuscicollis*) group II: Behavior patterns and social interaction. *Primates*, 19, 287-300.
- Yamamoto M.E., Araujo A., Arruda Mde F., Lima A.K., Siqueira Jde. O., Hattori W.T. (2014). Male and female breeding strategies in a cooperative primate. *Behavioural processes*, 109, 27-33.
- Yamamoto, E.M., Albuquerque, F.S. (2008). Differential infant carrying in captive and wild common marmosets. *Acta ethologica*, 11, 95-99.
- Yamamoto, M.E., O.Box, H. (1997). The role of non-reproductive helpers in infant care in captive *Callithrix jacchus*. *Ethology*, 103, 760-771.
- Walters, J. R., Seyfarth, R. M. (1987). Conflict and cooperation. In: *Primate Societies* (Ed. by B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham & T. Struhsaker), pp. 306–317. Chicago: University of Chicago Press.
- Wamboldt, M.Z., Gelhard, R.E., Insel, T.R. (1988). Gender differences in caring for infant *cebupella pygmaea*: the role of infant age and relatedness. *Developmental psychobiology*. 21, 187-202.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology*. Harvard University Press.
- Whitehead, H., i Farine, D.R. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *Journal of animal ecology*, 84, 1144-1163.